Revue suisse Zool.	Tome 89	Fasc. 4	p. 829-836	Genève, décembre 1982

Zur adaptiven Bedeutung des «mechanischen Vorteils» des M. gastrocnemius bei Anatiden [1]

von

Rainer SCHULIN *

Mit 2 Abbildungen

Summary

The adaptive significance of the "mechanical advantage" of the muscle M. gastrocnemius in Anatidae. — The M. gastrocnemius of selected anatid species with different locomotor habits is used as an example to re-investigate the adaptive significance of the "mechanical advantage" of skeletal muscles. Commonly a large mechanical advantage is regarded as an adaptation for strength over speed of movement, a low mechanical advantage vice versa as an adaptation for speed at the expense of strength. It is shown however that specialisation for aquatic locomotion is not only correlated with a slightly improved mechanical advantage but also with a striking increase in fibre length and a significant reduction of the physiological cross-section of the M. gastrocnemius, which means an adaptation for speed instead for strength. This is discussed focusing on the size of the supportive system and its ability to store and re-cycle mechanical energy of elastc deformation, and leads to a re-evaluation of the mechanical advantage as an adaptive character.

EINLEITUNG

Die Skelettmuskulatur der Wirbeltiere ist stets ein beliebter Untersuchungsgegenstand der vergleichenden Morphologie gewesen. Sie ist mit relativ einfachen Mitteln

---

[1] Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen eines Projektes von Prof. Dr. V. Ziswiler, das vom Schweizerischen Nationalfonds unterstützt wurde.
Vortrag gehalten an der Jahresversammlung der SZG in Neuchâtel, 12.—13. März 1982.

* Zoologisches Museum der Universität, Winterthurerstr. 190, CH-8057 Zürich, Schweiz.

präparierbar, und der Zusammenhang zwischen Struktur und Funktion erscheint, was die Mechanik betrifft, unmittelbar einsichtig.

Versuche, die adaptive Bedeutung einer bestimmten Muskelkonfiguration zu ergründen, stützen sich jedoch meist allein auf einen Vergleich der Hebelverhältnisse, da sich andere muskelmechanisch relevante quantitative Daten nicht so einfach erheben lassen. Eine besondere Rolle spielt bei manchen Autoren (z.B. Miller 1937; Raikow 1970) der Begriff des „mechanischen Vorteils", womit das Verhältnis zwischen Kraft- und Lastarm eines Muskels bezeichnet wird. Ein grosser mechanischer Vorteil gilt dabei als Anpassung zur Ausübung grosser Hebelkräfte auf Kosten der Geschwindigkeit der Hebelbewegung, ein geringer mechanischer Vorteil wird umgekehrt als Anpassung an rasche, dafür weniger kraftvolle Bewegungen angesehen. Eine solche Deutung geht davon aus, dass die übrigen Muskeleigenschaften gleich sind.

Am Beispiel des M. gastrocnemius ausgewählter Entenvögel (Fam. Anatidae) soll hier gezeigt werden, dass diese Voraussetzung nicht immer gemacht werden kann und dass sich bei Berücksichtigung auch anderer Muskelmerkmale, z.B. der Faserlängen und physiologischen Querschnitte, völlig andere Beurteilungen ergeben können. Der M. gastrocnemius, der sich aus den drei Teilen pars externa, pars media und pars interna zusammensetzt, ist der bei weitem wichtigste Strecker des Intertarsalgelenks. Er variiert dementsprechend in relativ enger Beziehung zur lokomotorischen Spezialisierung (Miller 1937; Raikow 1970; Schulin 1981).

Untersucht wurden Formen der Gattungen *Anas*, *Aythya*, *Bucephala* und *Mergus*, die in der vorliegenden Reihenfolge zunehmend ans Wasserleben, insbesondere ans Tauchen angepasst sind. Da sie zugleich sehr nahe miteinander verwandt sind, was durch die häufig beobachteten Hybridisierungen und durch das Fehlen grundlegender anatomischer und physiologischer Unterschiede zum Ausdruck kommt, darf davon ausgegangen werden, dass sich die lokomotorische Diversifizierung auf einer vergleichbaren anatomischen und physiologischen Grundlage vollzogen hat und der Einfluss nicht erfasster Randbedingungen auf den vorgenommenen Vergleich nach morphologischen Massstäben unerheblich ist.

MATERIAL UND METHODEN

Folgende Arten wurden im einzelnen untersucht: *Anas superciliosa* (1♀), *Anas platyrhynchos* (2♀, 1♂), *Anas crecca* (1♂), *Aythya ferina* (1♀, 1♂), *Aythya fuligula* (5♀, 2♂), *Bucephala clangula* (2♂) und *Mergus albellus* (1♂). Das Material stammte ausschliesslich aus Wildfängen in der Nordostschweiz, mit Ausnahme von *Anas superciliosa*, welche in Australien beheimatet ist. Alle Tiere waren adult und in gesundem Zustand.

Die morphologische Präparation erfolgte mit Hilfe eines Leitz-Stereomikroskops. Längenmasse wurden mit einer Schublehre genommen. Die Trockengewichte wurden mit einer Mettler-Analysenwaage PC 180 ermittelt, nachdem die gesäuberten Muskeln zuvor mindestens 48 h bei 110° C getrocknet worden waren. Für die Ausführung der anatomischen Zeichnungen wurde eine Camera lucida verwendet.

Die Faserlängen beziehen sich auf einen Kontraktionszustand der Muskeln, wie er bei einer Beinstellung der Phase 3 in Abb. 2 gegeben ist. Als Bezugsmass wurde die grösste Femurlänge gewählt, da sie eine sehr enge allometrische Beziehung zur Körpergrösse aufweist (Schulin 1981). Die physiologischen Querschnitte wurden rechnerisch aus dem Verhältnis von Trockengewicht und relativer Faserlänge bestimmt. Im übrigen geht die Bedeutung der angegebenen Masse aus den Tabellen hervor.

RESULTATE

Im Verhältnis zur gesamten Beinmuskulatur (ohne tarsale Muskeln) ist das Trockengewicht des M. gastrocnemius bei den Tauchformen (*A. ferina*, *A. fuligula*, *B. clangula*, *M. albellus)* durchschnittlich etwas grösser als bei den Schwimmenten der Gattung *Anas*. Dies hängt damit zusammen, dass letztere eine insgesamt etwas stärker entwickelte Beinmuskulatur besitzen (Tab. 1). Im Verhältnis zur Körpergrösse ist der M. gastrocnemius erstaunlich gleichmässig ausgeprägt: Deutlich unter dem Durchschnitt liegt nur *A. crecca*, die mit Abstand kleinste der untersuchten Formen, deutlich über dem Durchschnitt nur *M. albellus* als extremster Tauchspezialist.

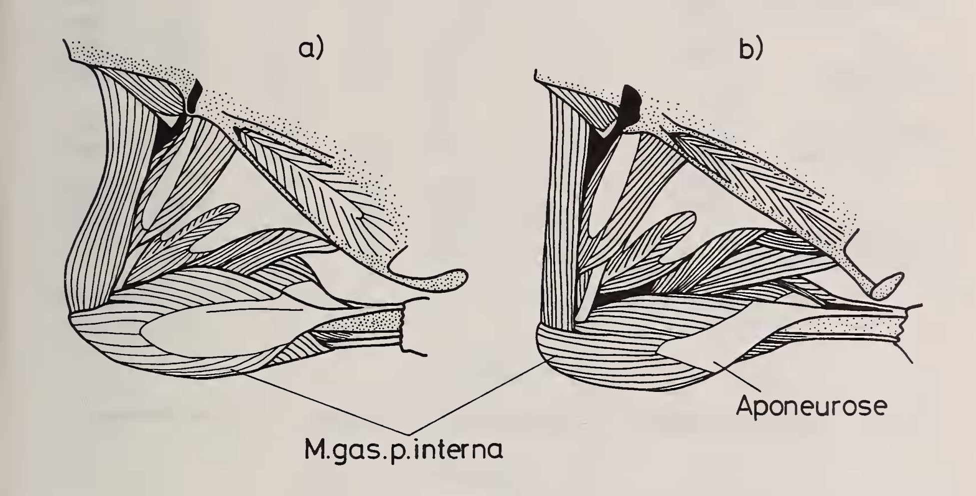


ABB. 1.

Mediale Ansicht der oberflächlichen Muskulatur des rechten Beins bei *Anas superciliosa* (a) und bei *Aythya ferina* (b).

Markant sind die Unterschiede in Bezug auf die relative Faserlänge (Tab. 2): In allen drei Muskelteilen weisen die aquatisch spezialisierteren Tauchformen deutlich längere Fasern auf als die terrestrisch beweglicheren Schwimmenten. Dieser Unterschied fällt bereits am Situs infolge der unterschiedlichen Ausdehnung der Aponeurosen auf (vgl. Abb. 1).

Wegen der vergleichsweise geringen Unterschiede im Trockengewicht variiert der physiologische Querschnitt des M. gastrocnemius (Tab. 3) im wesentlichen reziprok zu den mittleren Faserlängen. Er ist bei den läuferisch habileren Formen der Gattung *Anas* beträchtlich grösser als bei den aquatischen Spezialisten der übrigen Gattungen. Dieser Unterschied ergibt sich dabei vor allem aus der starken Variation der pars externa. Bei der pars interna wird die unterschiedliche Faserlänge weitgehend durch die gewichtsmässige Umproportionierung des Muskels (vgl. Tab. 1) kompensiert.

TABELLE 1.

Relatives Gesamttrockengewicht der Beinmuskulatur (ohne tarsale Muskeln) in ‰ des Körpergewichts (frisch) (a), relative Trockengewichte des M. gastrocnemius und seiner Teile in % der gesamten Beinmuskulatur (ohne tarsale Muskeln) (b) und relatives Trockengewicht des M. gastrocnemius in ‰ des Körpergewichts (c).

		a)	b)				c)
			p. ext.	p. med.	p. int.	Total	
Anas superciliosa		9.40	7.91	0.52	8.70	17.13	1.61
Anas platyrhynchos	Mittel	9.14	7.25	0.51	9.11	16.87	1.54
	Min.	8.55	6.99	0.45	8.69	16.35	1.47
	Max.	9.52	7.50	0.59	9.95	17.96	1.59
Anas crecca		7.45	7.72	0.40	7.82	15.94	1.19
Aythya ferina		8.15	7.67	—	10.06	17.73	1.44
Aythya fuligula	Mittel	7.48	6.99	0.44	11.40	18.83	1.41
	Min.	6.73	6.08	0.36	10.74	17.76	1.26
	Max.	8.46	0.60	0.60	12.24	20.08	1.67
Bucephala clangula		8.13	7.59	1.01	10.60	19.20	1.56
Mergus albellus		10.19	7.23	0.46	10.69	18.38	1.87

TABELLE 2.

Relative mittlere Faserlängen des M. gastrocnemius im Verhältnis zur grössten Femurlänge

		p. ext.	p. med.	p. int.
Anas superciliosa		0.22	0.36	0.43
Anas platyrhynchos	Mittel	0.27	0.40	0.45
	Min.	0.22	0.36	0.42
	Max.	0.34	0.45	0.50
Anas crecca		0.25	0.33	0.41
Aythya ferina		0.40	—	0.60
Aythya fuligula	Mittel	0.50	0.56	0.60
	Min.	0.46	0.51	0.57
	Max.	0.54	0.59	0.63
Bucephala clangula		0.45	0.49	0.51
Mergus albellus		0.53	0.63	0.66

Der mechanische Vorteil, ausgedrückt durch das Verhältnis der Höhe des medialen Hypotarsusgrates zur Länge des Tarsometatarsus (Tab. 4; vgl. RAIKOW 1970), ist bei den Tauchern allgemein grösser als bei den Schwimmenten. Das abweichende Verhalten von *B. clangula* kann hier nicht untersucht werden. Die Unterschiede beruhen zu einem

grossen Teil auf der Variation der Tarsometatarsuslänge als Mass für den Lastarm. In Bezug zur neutralen Länge des Femurs zeigt die Insertionslänge des M. gastrocnemius keine gesetzmässige Tendenz, ebensowenig in Bezug zur Länge des gesamten Fusses (Tab. 4).

TABELLE 3.

Relative physiologische Querschnitte des M. gastrocnemius und seiner Teile (Trockengewicht in ‰ des Körpergewichtes im Verhältnis zur relativen Faserlänge)

		p. externa	p. media	p. interna	Total
Anas superciliosa		3.38	0.14	1.90	5.42
Anas platyrhynchos,	Mittel	2.46	0.12	1.85	4.43
	Min.	1.86	0.10	1.65	3.78
	Max.	3.18	0.13	2.03	5.19
Anas crecca		2.30	0.09	1.42	3.81
Aythya ferina		1.56	—	1.37	2.93
Aythya fuligula	Mittel	1.05	0.05	1.42	2.53
	Min.	1.00	0.05	1.18	2.32
	Max.	1.33	0.06	1.76	3.15
Bucephala clangula		1.37	0.17	1.69	3.23
Mergus albellus		1.39	0.07	1.65	3.11

TABELLE 4.

Relative Insertionslänge des M. gastrocnemius (gemessen als Höhe des medialen Hypotarsusgrates) in Bezug zur grössten Femurlänge (a), zur grössten Tarsometatarsuslänge (b) und zur Fusslänge (Tarsometatarsus + Mittelzehe ohne Krallenglied) (c).

		a)	b)	c)
Anas superciliosa		0.091	0.101	0.048
Anas platyrhynchos	Mittel	0.087	0.096	0.046
	Min.	0.080	0.089	0.042
	Max.	0.095	0.100	0.050
Anas crecca		0.080	0.088	0.043
Aythya ferina		0.099	0.117	0.047
Aythya fuligula	Mittel	0.082	0.106	0.043
	Min.	0.080	0.104	0.041
	Max.	0.085	0.107	0.044
Bucephala clangula		0.074	0.093	0.037
Mergus albellus		0.090	0.113	0.047

DISKUSSION

Die beobachtete Zunahme des mechanischen Vorteils des M. gastrocnemius bei aquatischer Spezialisierung bestätigt die Befunde von MILLER (1937) bei Gänsen und RAIKOW (1970) bei Ruderenten, auch wenn dieser Trend hier weniger klar ausgefallen ist. Zwar ist für den Lastarm auch die Zehenlänge von Bedeutung, ihr kommt jedoch nicht dasselbe Gewicht zu wie der Länge des Tarsometatarsus, da der Schwerpunkt der den Fuss belastenden Kräfte nicht an der Zehenspitze, sondern eher an der Zehenbasis zu suchen ist. Immerhin lässt sich aus Tabelle 4 ableiten, dass die Beziehung zwischen mechanischem Vorteil und lokomotorischer Anpassung umso schwächer wird, je stärker die Zehenlänge berücksichtigt wird. Aehnliches ergibt sich auch bei den beiden oben erwähnten Autoren, wenn man ihre Werte entsprechend umrechnet.

Mit der Zunahme des mechanischen Vorteils nimmt aber auch zugleich die Faserlänge des Muskels zu und sein physiologischer Querschnitt ab. Gleiche Faserzusammensetzung vorausgesetzt, bedeutet dies eine Verringerung der Muskelkraft zugunsten höherer Kontraktionsgeschwindigkeiten und eines weiteren Dehnungsbereichs. Diese Variation steht damit völlig im Widerspruch zur landläufigen Auffassung über die adaptive Bedeutung des mechanischen Vorteils.

Diese einleitend skizzierte Deutung setzt zudem voraus, dass aquatische Lokomotion mit grösseren Drehmomenten und geringeren Winkelgeschwindigkeiten im Intertarsalgelenk verbunden ist als terrestrische. Dies ist in Frage zu stellen. Beim Schwimmen und Tauchen bildet das Intertarsalgelenk das Zentrum der antreibenden Beinbewegung (Abb. 2). Der erzeugte Vorschub ergibt sich aus dem Strömungswiderstand, den der Paddelschlag, der Füsse im Wasser findet, und wächst dementsprechend mit dem Quadrat der Geschwindigkeit, mit der die Füsse durch das Wasser rudern. Die erforderliche Antriebsleistung hängt beim Tauchen vom Strömungswiderstand und Nettoauftrieb des Körpers, beim Schwimmen vor allem vom Wellenwiderstand ab (PRANGE & SCHMIDT-NIELSEN 1970). Die Füsse müssen sich also nicht nur rascher bewegen, als sich der ganze Körper relativ zum Wasser verschiebt, ihre Beanspruchung ist auch unmittelbar an diese Geschwindigkeit geknüpft.

Beim Laufen finden im Gegensatz zum Schwimmen und Tauchen die raumgreifenden Beinbewegungen im Kniegelenk statt. Das Intertarsalgelenk dient dem Abfedern des Körpers und wird in den Phasen hoher Belastung nur wenig ausgelenkt, wenigstens auf ebenem Terrain. Die auf den Fuss wirkende Bodenreaktionskraft ergibt sich dabei aus Körpergewicht und Körperträgheit, soweit der Luftwiderstand vernachlässigt werden kann. Mit dem Körpergewicht ist stets eine beträchtliche geschwindigkeitsunabhängige Last wirksam.

Unter diesen Bedingungen ist die adaptive Bedeutung der Variation des M. gastrocnemius bezüglich Faserlänge und physiologischem Querschnitt leicht einzusehen: Die langfaserigen Muskeln der aquatischen Formen können ihre Leistung über eine breitere Amplitude des Paddelschlags erbringen, eine hohe Belastung entsteht ihnen nur bei grossen Geschwindigkeiten. Die kräftigen Muskeln der etwas mehr terrestrisch adaptierten Formen können sich dagegen mit kürzeren Fasern begnügen, da sie meist nur in einem engen Winkelbereich in Phasen niedriger Winkelgeschwindigkeit des Gelenks hoch beansprucht werden (CLARK & ALEXANDER 1975).

Warum besteht aber gleichzeitig ein wenn auch leichter, so doch gegenläufiher Trend in der Variation des mechanischen Vorteils? Um dasselbe Drehmoment hervorzurufen, muss gemäss Hebelgesetz eine umso grössere Kraft aufgebracht werden, je kleiner der Hebel ist. Dadurch werden aber auch alle passiv an der Kraftübertra-

gung des Bewegungsapparates beteiligten Sehnen, Bänder, Knochen und Gelenke entsprechend stärker beansprucht und müssen stärker dimensioniert werden. Dies führt zwangsläufig zu einem grösseren Gewicht, was gerade für Vögel, die auf ihre Flugfähigkeit angewiesen sind, ein kritischer Faktor ist.

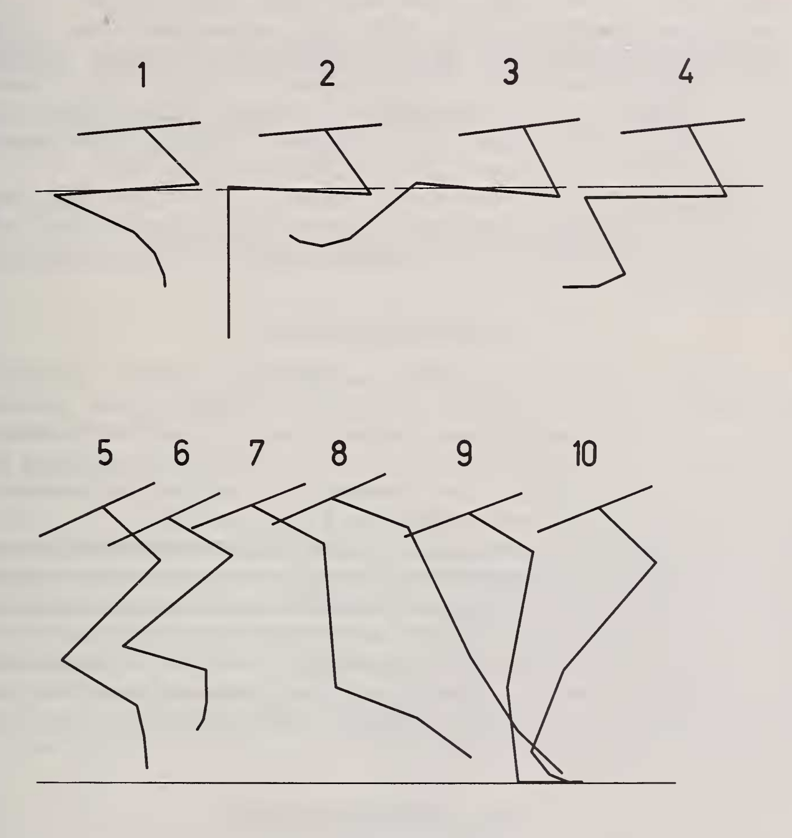


ABB. 2.

Schematische Darstellung der Beinstellung in verschiedenen Phasen des Schwimmens (1—4) und Laufens (5—10) bei Anatiden (nach MILLER 1937, modifiziert).

Andererseits kann eine höhere Belastung auch Vorteile mit sich bringen. Alle Strukturen des Stützapparates lassen sich bis zu einem gewissen Grad elastisch deformieren. Besonders kollagene Sehnen können auf diese Weise beträchtliche mechanische Energien aufnehmen und speichern (ALEXANDER 1974). Bei einem Drehmoment M und einer Hebellänge r wirkt auf eine Sehne mit dem Elastizitätskonstante E die Zugkraft $K = M/r$, durch die sie um die Länge $x = K/E$ gedehnt wird und so die Energie $W = K^2/2E = M^2/2Er^2$ speichert. (Der Einfachheit wird ein lineares Verhalten der Sehne angenommen). Bei konstanter Sehnenlänge variiert E mit dem Querschnitt, der auch ihre Reissfestigkeit bestimmt. Wird daher angenommen, dass E der maximalen Belastung K_{max} der Sehne proportional ist, so folgt, dass die maximal speicherbare

Energie bei gleicher Drehmomentbelastung (aber unterschiedlicher Hebellänge) reziprok zur Hebellänge zu-, bzw. abnimmt:

$$W_{max} = K^2_{max}/2K_{max} = K_{max}/2 = M_{max}/2r$$

Beim Laufen wird der Körper abwechselnd beschleunigt und gebremst, so dass die Beine nicht nur Energie abzugeben, sondern auch aufzunehmen haben. Vornehmlich in der Vertikalen werden dank der Wirkung des Körpergewichts grosse Energiebeträge umgesetzt, deren Speicherung und Wiedergewinnung sich lohnt (Alexander 1974; Bennet-Clark 1976) und beim menschlichen Laufen auch schon länger bekannt ist (Cavagna 1969). Im Wasser kann dieser Mechanismus hingegen keine grosse Rolle spielen, da hier praktisch nur gegen „Reibungskräfte" gearbeitet wird.

Die Diskussion über den mechanischen Vorteil ist damit sicher nicht erschöpft. Mit der Speicherung der Energie elastischer Verformung sollte aber vor allem ein Aspekt hervorgehoben werden, der nicht nur besonders wichtig ist, sondern auch bisher eher vernachlässigt wurde.

Zusammenfassung

Am Beispiel des M. gastrocnemius ausgewählter Anatiden unterschiedlicher lokomotorischer Spezialisation wird die adaptive Bedeutung des „mechanischen Vorteils", d.h. des Hebelverhältnisses Kraftarm: Lastarm eines Skelettmuskels untersucht. Ein grosser mechanischer Vorteil galt bisher gewöhnlich als Anpassung an Kraft auf Kosten der Geschwindigkeit einer Bewegung, ein niedriger mechanischer Vorteil dagegen als Anpassung an Geschwindigkeit auf Kosten der Kraft.

Die verglichenen Formen zeigen aber in Richtung aquatischer Spezialisierung neben einer leichten Zunahme des mechanischen Vorteils des M. gastrocnemius zugleich eine deutliche Verlängerung seiner Fasern und eine Abnahme seines physiologischen Querschnitts, d.h. eine Anpassung zugunsten von Geschwindigkeit auf Kosten der Kraft. Dieser Befund wird diskutiert und der mechanische Vorteil des M. gastrocnemius als adaptives Merkmal unter dem Gesichtspunkt der Dimensionierung des kraftübertragenden Stützapparates und dessen Fähigkeit, mechanische Energie durch elastische Deformation zu speichern, neu bewertet.

LITERATURVERZEICHNIS

Alexander, R.McN. 1974. The mechanics of jumping by a dog *(Canis familiaris). J. Zool., Lond.*, 173: 549-573.

Bennet-Clark, H. C. 1976. Energy storage in jumping animals. In: *Perspectives in Experimental Biology* 1: 467-479. (Ed.: Spencer-Davies, P.). *Pergamon Press, Oxford.*

Cavagna, G. A. 1969. Travail mécanique dans la marche et la course. *J. Physiol., Paris*, 61, suppl. 1: 3-42.

Clark, J. und R.McN. Alexander. 1975. Mechanics of running by quail (Coturnix). *J. Zool., Lond.*, 176: 87-113.

Miller, A. H. 1937. Structural modifications in the Hawaiian Goose (Nesochen sandvicensis). A study in adaptive evolution. *Univ. Calif. Publs Zool.* 42: 1-80.

Prange, H. D. und K. Schmidt-Nielsen. 1970. The metabolic cost of swimming in ducks. *J. exp. Biol.* 53: 763-777.

Raikow, R. J. 1970. Evolution of diving adaptations in the stifftail ducks. *Univ. Calif. Publs Zool.* 94: 1-52.

Schulin, R. 1981. Vergleichend-morphologische Untersuchungen zur Struktur und Funktion der Beinmuskulatur von Anatidae (Aves). *Diss. Univ. Zürich*, 103 S.